УДК 595.121.55

## А. А. Спасский

## O ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ И СОСТАВЕ СЕМЕЙСТВА APLOPARAKSIDAE (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA)

Семейство Aploparaksidae Mayhew, 1925 — довольно крупная и своеобразная группа ленточных гельминтов, получившая глобальное распространение. Основная масса видов инвазирует гидрофильных птиц отряда Charadriiformes (кулики, чайки) и Anseriformes (гусиные). Среди них встречаются и патогенные гельминты домашних водоплавающих. Только отдельные виды, например, представители рода Monorcholepis Oschmarin, 1961, обитают в кишечнике сухопутных пернатых, преимущественно у дроздов. Аплопараксиды обильно представлены в сборах любой орнитогельминтологической экспедиции. Их наибольшее видовое разнообразие наблюдается в прибрежных районах Евразии и Северной Америки, а также в зоне тундры, где изобилие озер и болот создают благоприятные условия для гнездования водоплавающей и болотной птицы и еще не столь резко проявляется антропогенный пресс.

История изучения этой интересной группы цепней насчитывает более двух столетий, Aploparaksis filum (Goeze, 1782) (типовой вид) описан 210 лет тому назад. Аплопараксиды известны каждому цестодологу, но их систематика еще находится в стадии разработки, многие зарубежные специалисты заключают эту группу в рамки подсемейства гименолепидин, куда она совершенно не вмещается. В трудах отечественных авторов иногда фигурирует название Aploparaksinae, но и то лишь как подсемейство гименолепидид. Семейство Нутеповерів нащем понимании образует другую ветвь надсемейства Нутеповерівочнае Реггіег, 1897 и четко отличается от аплопараксид и фимбриариид как морфологически, так и по характеру жизненного цикла. Эти три систематические группы достаточно обособились друг от друга, чтобы значиться в ранге семейств в надсемействе гименолепидоидей.

Род Aploparaksis Сlerk, 1903 был описан 90 лет тому назад. В 1925 г. появилось в печати подсемейство Aploparaksinae Маућеw, 1925, которое вскоре было понижено в ранге до уровня трибы (Скрябин,

Матевосян, 1941, 1945) семейства гименолепидид.

Впоследствии в ряде работ мы пытались восстановить подсемейство аплопараксин, но иностранные цестодологи его вновь и вновь сводили в синонимы подсемейства гименолепидин. Достаточно сказать, что ни в одной из зарубежных сводок ни подсемейство аплопараксин, ни одно-именная триба не значатся среди валидных таксонов, а род Aploparaksis помещается в подсемейство Hymenolepidinae Perrier, 1897. В последних сводках (Wardle, McLeod et Radinovsky, 1974; Schmidt, 1988) подсемейство аплопараксин даже не упоминается.

В работе по таксономии гименолепидоидных цепней куликов и других гидрофильных птиц в 1975 г. в состав подсемейства аплопараксин мы включили роды Aploparaksis Сlerk, 1903, Wardium Mayhew, 1925, Limnolepis Spassky, 1954, Hybridolepis Spassky, 1959, Monorcholepis Oschmarin, 1961, Mackolepis Spassky, 1962 и рассмотрели их видовой состав. К этому списку можно добавить роды Dicranotaenia Railliet, 1892, Waedoides Spassky, 1962. В той же работе мы перечисляем 12 подсемейств гименолепидоидпых цепней, а через три года (Спасский, 1978) в надсемействе Hymenolepidoidea насчитали уже более 20 таксонов группы семейства, в том числе семейства Fimbriariidae Wolffhugel, 1898, Echinocotylidae Ariola, 1899, неудачно объединенные Фурманом (1932) и его учениками с семейством Нутепоlepididae. Однако от классификации этой группы высших цестод мы воздержались за недостатком сведений об их эволюции.

По конфигурации крючьев к подсемейству аплопараксин близко подходит семейство Nematoparataeniidae Poche, 1926, о котором у цестологов возникали весьма противоречивые представления, а единого мнения о его таксономическом статусе так и не удалось достигнуть до самого последнего времени. О. Фурман выделил это семейство в самостоятельный отряд Aporidea Fuhrmann, 1934, который вскоре был сведен Вольффюгелем (1938) в синонимы отряда цепней Cyclophyllidea и нового подотряда Heterocyclophyllidea Wolffhugel, 1938, типовым таксоном которого избрано семейство нематопаратениид. Последнее, в свою очередь, попадает в синонимы семейства аплопараксид. Идентичность отрядов Aporidea и Cyclophyllidea подтверждается Гинецинской (1944), она сближает Nematoparataenia с Ophryocotylinae, которые в то время значились в семействе давенеид, и предлагает новый род Apora Gynetzinskaja, 1944, оказавшийся младшим синонимом Gastrotaenia Wolffhugel, 1938, типовой вид которого G. cygni Wolffhugel, 1948 обнаружен у южноамериканского лебедя Cygnus melanocoryphus. Она обращает внимание на сходство Apora (а следовательно и Gastrotaenia) с фимбриарией и помещает в семейство гименолепидид. Нематопаратения отошла к семейству Ophriocotylidae Fuhrmann, 1907, a Gastrotaenia (syn.: Apora) — к семейству Fimbriariidae Wolffh u g e l, 1898. Эти два семейства относятся к отряду Cyclophyllidea. Тем самым и по Гинецинской (1944) отряд Aporidea — младший синоним отряда цепней. Сходство в конфигурации короны крючьев нематопаратении и Ophryocotyle Friis, 1870, видимо, носит характер конвергенции, но против включения гастротении в семейство фимбриариид и надсемейство Hymenolepidoidea Perrier, 1897 трудно возражать. Во всяком случае принадлежность гастротении и нематопаратении к подотряду Hymenolepidata Skrjabin, 1940 не должна вызывать сомнения. Об этом говорит наличие у них сложного хоботкового аппарата, который служит надежным диагностическим признаком подотряда Нуmenolepidata, что еще раз подтверждает мнение Вольффхюгеля (1938) об идентичности отрядов Aporidea и Cyclophyllidea.

Тем не менее канадские цестодологи (Wardle, McLeod, 1952) приводят отряд Aporidea в число валидных таксонов, а в семействе нема-

топаратениид называют два рода — типовой и Gastrotaenia.

Мы (1957, 1958) вынуждены были повторно поместить отряд Арогіdea в синонимы отряда цепней. В последующих трудах отечественных авторов Apora и Gastrotaenia расцениваются как синонимы, а отряд Aporidea объединен с отрядом цепней. Принадлежность гастротении к одному семейству с нематопаратенией вызывает сомнение, учитывая существенные расхождения в строении сколекса, хоботковых крючьев и внутренних органов стробилы.

Матевосян и Окороков (1959) переописали ранее известный и широко распространенный у лебедей вид — Nematoparataenia southwelli F u h r m a n n, 1934 под новым видовым названием N. skrjabini M a t h ev o s s i a n et O k o r o k o v, 1959 (которое Галкин, 1988, вполне обоснованно считает синонимом предыдущего) и отнесли род Nematoparataenia к семейству гименолепидид, выделив ее в особое подсемейство. Последнее оказалось синонимом (Спасский, 1992) одноименного таксона,

обоснованного Похе в 1929 г.

Видимо, не зная об упомянутой работе советских авторов и не разделяя мнение Гинецинской (1944), Ямагути (Yamaguti, 1959) восстановил отряд Aporidea, причем роды Apora и Gastrotaenia указал в составе семейства нематопаратениид в качестве валидных таксонов. В 1960, 1962, 1963 и последующие годы мы указывали род Gastrotaenia среди гименолепидиди.

Совершенно невероятную (и, на наш взгляд, неоправданную) ломку представлений о системе ленточных гельминтов и типа плоских червей в целом произвели Wardle, McLeod и Radinovsky (1974). Они разбили

класс цестод на два класса — Cotyloda и Eucestoda, объединив в первом из них отряды гирокотилид, амфилинид, кариофиллеид, псевдофиллид, выделили дифиллоботриид в отдельный отряд Diphyllidea, считая ero новым. Остальных метамерных цестод они отнесли к классу Eucestoda, разбив группу высших цестод на 10 отрядов, из них 8 новых, в том числе отряд Aporia Wardle et al., 1974. Совершенно очевидно, что класс Cotyloda является объективным синонимом класса Cestodaria Monticelli, 1892, поскольку типовым таксоном в обоих случаях послужил отряд Gyrocotylidea Росће, 1926, а отряд Diphyllidea Wardle et al., 1974 — гомоним отряда Diphyllidea. Настоящие цестоды — обладатели шестикрючной личинки-онкосферы оказались в разных классах, а часть из них (псевдофиллиды) — в одном классе с гирокотилидами и амфилинидами, для которых характерна десятикрючная личинка — ликофора. В структуре класса Eucestoda, попадающему в синонимы класса Cestoidea R u d o l p h i, 1808 (которому не нашлось места в новой схеме классификации), также немало противоречий. Например, в ней, наряду с Cyclophyllidea, дается «новый» отряд Taeniidea, известный более ста лет. К тому же, эти отряды по существу — синонимы и содержат группы цепней, искусственно распределенных по двум отрядам. Например, в отряде Cyclophyllidea значится семейство Biuterinidae Meggitt, 1927, а близкие ему цепни семейства парутеринид включены в отряд тениид.

Несостоятельность этой новой системы еще более отчетливо выявляет новый отряд Aporia Wardle et al., 1974, который скомпонован из двух семейств — Nematoparataeniidae и Nippotaeniidae Yamaguti, 1939, не проявляющих между собой тесных родственных связей и представляющих в действительности два других отряда. Нематопаратения должна относиться к отряду Cyclophyllidea (= Taeniidea), хотя положение ее в системе высших цестод еще остается предметом обсуждения. Принадлежность гастротении к надсемейству Himenolepidoidea не вызывает сомнений. Ниппотенииды — паразиты костистых рыб. Некоторые авторы выделяют их в особый отряд Nippotaeniidea Yamaguti, 1939, но можно предполагать их общее с подотрядом Proteocephalata проис-

хождение от предков филлоботреат (отряд Tetraphyllidea).

Выходит, что Wardle et al., (1974) распределили гименолепидоидных ценней между тремя отрядами: Cyclophyllidea, Taeniidea и Hymenole-

pididea Wardle et al., 1974.

В ряде публикаций, начиная с 1978 г., мы пытались устранить противоречия в систематике и таксономии метамерных цестод, записав отряды Aporidea Fuhrmann, 1934, Aporia Wardle et al., 1974 и Hymenolepididea Wardle et al., 1974 в синонимы надсемейства Hymenolepidoidea Perrier, 1897, отряда цепней. Однако известный американский цестодолог Шмидт (Schmidt, 1986) эксгумировал отряд Арогіdea и привел его в списке валидных таксонов класса цестод. В его составе он сохраняет одно семейство — нематонаратениид с тремя ро-

дами: Nematoparataenia, Gastrotaenia и Apora.

В определении места рода Nematoparataenia в системе цепней существенную роль сыграла работа Галкина (1988), который детально изучил строение сколекса половозрелых особей Nematoparataenia southwelli F u h r m a n n, 1934 из тонкого кишечника лебедя-шипуна Cygnus olor с Куршской косы Балтийского моря. На хорошо выполненных рисунках он показал, что у этой цестоды хоботковый аппарат сложного строения и обладает глубоким коническим влагалищем, дно которого при втянутом хоботке может пересекать линию заднего края присосок. Его мощная мышечная стенка состоит из продольных и кольцевых волокон, как и у прочих гименолепидоидных цепней. Одновременно он подтвердил данные Матевосян и Окорокова (1959) о том, что многочисленные хоботковые крючья N. southwelli располагаются в один ряд, что характерно для надсемейства гименолепидоидей, и при рассмотрении в профиль вполне соответствуют аплопараксоидным (по определе-

нию Скрябина и Матевосян, 1942, 1945); а не молоткообразным, которые свойственны давенеидам.

Обсуждая систематическое положение нематопаратении, он приходит к вполне обоснованному выводу, что она не вписывается в семейство Hymenolepididae, но почему-то считает возможным сохранить

ее в составе подотряда Davaineata Skrjabin, 1940.

Учитывая особенности строения и биологии нематопаратений и гастротений и изложенное выше мнение Гинецинской (1944), мы их относим к разным семействам гименолепидоидей. Гастротению рассматриваем в семействе Fimbriariidae Wolffhugel, 1898, восстановленном канадскими авторами (Wardle et al., 1974), и в подсемействе Echinocotylinae Ariola, 1899, а семейство Nematoparataeniidae Росће, 1926 объединяем с Aploparaksinae Мауће w, 1925. При этом, по зако-. ну приоритета, правомочным оказывается Aploparaksidae Mayhew, 1925. В итоге в структуре надсемейства гименолепидоидей выявляются три семейства: Hymenolepididae Perrier, 1897, Fimbriariidae Wolffhugel, 1898 и Aploparaksidae Mayhew, 1925, а в составе последнего — два подсемейства — Aploparaksinae Mayhew, 1925 и Nematoparataeniinae Poche, 1926.

Подсемейство аплонараксин подразделяется на трибы: 1) Aploparaksini Mayhew, 1925, включающая роды Aploparaksis Clerc, 1903, Decacanthus Yamaguti, 1959, Hybridolepis Spassky, 1959, Limnolepis Spassky et Spasskaja, 1954, Mackolepis Spassky, 1962, Monorcholepis Oschmarin, 1961, Tanureria Spassky et Jurpalova, 1968, Wardium Mayhew, 1925 и, возможно, Chimaerolepis Spassky et Spasskaja, 1972 и Wardoides Spassky, 1962; 2) Dicranotaeniini, tr. n. с типовым родом Dicranotaenia Railliet, 1892. Отличительной чертой строения дикранотениин служит наличие внутреннего добавочного мешочка, способного выворачиваться наизнанку, обра-

зуя покрытый шипиками циррусообразный вырост.

Галкин А. К. О строении сколекса цестоды Nematoparataenia southwelli (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология.— 22, № 6.— 1988.— С. 464—470.

Спасский А. А. Краткий анализ системы цестод. Ceskoslovenska parasitologie.— Praha. 1958.— 5, № 2.— Р. 163—171.

Спасский А. А. О филогении и систематике гименолепидоидных цепней (Cestoda: Cyclophyllidea) // Изв. АН РМ. Сер. биол.— 1992.

Schmidt G. D. Handbook of tapeworm identification. - Boca Raton: CRC Press, Inc., 1986.— 675 p.

Институт зоологии и физиологии АН Молдовы (277028 Кишинев)

Получено 02.01.92

Про таксономічний статус та склад родини Aploparaksidae (Cestoda, Cyclophyllidea). Спаський А. А.— Вестн. зоол., 1992, № 3.— Коротка історія вивчення та складу родини Aploparaksidae Мау не w, 1925, яка переводиться з підряду Davaineata до надродини Hymenolepidoidea (підряд Hymenolepida), об'єднується з родиною Nematoparataeniidae Poche, 1926 і підрозділяється на 2 надродини: Aploparaksinae і Nematoparataeniinae. Ряди Aporidea Fuhrmann, 1934, Aporia Wardle et al., 1974 і Hymenolepididea Wardle et al., 1974 синонімізуються з надродиною Hymenolepidoidea Perrier, 1897, яка підрозділяється на 3 родини: Hymenolepididae, Fimbriariidae і Aploparaksidae. Рід Nematoparataenia разом з іншими гіменолевідої визми ціп'якаdae i Aploparaksidae. Рід Nematoparataenia разом з іншими гіменолепідоїдними ціп'яками відноситься до родини Aploparaksidae, а Gastrotaenia — до Fimbriariidae.

On the Taxonomic Status and Content of the Family Aploparaksidae (Cestoda, Cyclophyllidea). Spassky A. A.— Vestn. zool. 1992, N 3.— A brief research history and contents of the family Aploparaksidae Mayhew, 1925, transferred from suborder Davaineata to superiamily Hymenolepidoidea (suborder Hymenolepida), united with Nematoparataeniidae Poche, 1926, and subdivided into 2 subfamilies: Aploparaksinae and Nematoparataeniinae. Orders Aporidea Fuhrmann, 1934, Aporia Wardle et al., 1974 and Hymenolepididea Wardle et al., 1974 are sunk in synonymy of Hymenolepidoidea Perrier, 1897, which are subdivided into 3 families: Hymenolepididae, Fimbriariidae, and Aploparaksidae. The games Manufacturia to atthemption to the subdivided into 3 families: briariidae and Aploparaksidae. The genus Nematoparataenia, together with other hymenolepidoid flatworms, is assigned to Aploparaksidae, and Gastrotaenia — to Fimbriariidae.